©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Evolution in kleinen Schritten, gezeigt an Populationen einer Großlaufkäfergruppe des himalayanischen Raums. Fragmenta Carabologica 10 (Carabidae, Col.)

Von KARL MANDL

Mit 10 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 11. Dezember 1986 durch das w. M. HEINZ LÖFFLER)

Abstract

In this study all groups of the genus *Carabus* L. will be discussed which live in the ranges of the Himalaya and Hindukush. These groups are the endemic subgenera *Imaibius* BATES and *Meganebrius* KRAATZ in broadest sense and a few species of further three subgenera not endemic to the Himalayan and Hindukushian mountains: *Trachycarabus*, *Pagocarabus* and *Makalubius*. They are immigrants from Tibet.

The first groups *Imaibius* and *Meganebrius* are related to a population of a *Megodontus*-form from the Oldest Tertiary in East-Iran characterised by a " . . mentum dente magno valde elevato et compresso, apice truncato ." (BATES, 1889).

All *Imaibius* s. l.-forms possess a veritable chintooth-plate. This organ is reduced in the western species of *Meganebrius* s. l. to a ledge and almost disappears in the eastern species of this subgenus. However, there is no doubt with respect to the relationship. Consequently it is possible to follow the evolution of this group step by step from its origin in the Hindukush mountains until its final advance behind the Sikkim frontier.

Einleitung

Mit den *Carabus*-Arten des himalayanischen Raums wurde ich das erste Mal in den Jahren 1963/64 konfrontiert, als mir die Aufgabe übertragen wurde, die vom Deutschen Forschungsunternehmen Nepal-Himalaya erbeuteten Arten dieses Genus zu bearbeiten[1]. Bis dahin waren aus dem nepalischen Himalaya nur fünf Arten bekannt, von denen zwei dem Subgenus *Pagocarabus* zugehören, die restlichen drei dem Subgenus *Meganebrius* KRAATZ, von dem niemand wußte, wo es seinen systematischen Platz hat. In BREUNINGS Monographie der Gattung *Carabus* L. steht *Meganebrius* als vierte (letzte) Sectio im Subgenus *Oreocarabus*.

[1] Vermittelt durch den österreichischen Teilnehmer an dieser Expedition, Herrn Univ.-Prof. Dr. HEINZ LÖFFLER.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Von einem Subgenus darf aber wenigstens andeutungsweise ein phylogenetischer Zusammenhang der in ihm vereinigten Taxa erwartet werden, doch ist davon zwischen *Meganebrius*-Formen und solchen anderer *Oreocarabus*-Formen nicht die geringste Spur zu bemerken. Auch zoogeographisch läßt sich kein Zusammenhang konstruieren. *Meganebrius* steht isoliert da. Wohl durfte ein Zusammenhang mit der westlich benachbarten Gruppe der Imaibii vermutet werden, doch schien ein ganz einmaliges Merkmal dieser Untergattung, eine nach unten verlängerte Kinnzahnplatte, diese Annahme indiskutabel zu machen.

Nach Fertigstellung einer zusammenfassenden systematischen Arbeit über alle bis 1982 bekannt gewordenen und beschriebenen *Meganebrius*-Formen (einschließlich jener des von mir gegründeten Subgenus *Parameganebrius*) habe ich mich an das Studium der Imaibii herangewagt. Das ist jene westlich an die Meganebrii geographisch unmittelbar anschließende Carabengruppe mit dem oben erwähnten, nach unten verlängerten Kinnzahn. Von ihr hoffte ich, Aufklärung über die Herkunft der Maganebrii zu erhalten. Die Imaibii bilden einen Artenkomplex, der in vier, relativ gut trennbare Gruppen geteilt werden kann, und von West-Nepal bis zum Hindukusch verbreitet ist.

Meine Erwartungen erfüllten sich. Ich fand den Anschluß der Meganebrii an die benachbarte Imaibii-Gruppe in einer morphologischen Eigenschaft, die eindeutig die Verwandtschaft bestätigt: Eine Kinnleiste, die als rudimentäre Kinnzahnplatte gedeutet werden konnte. Darüber hinaus habe ich den seit LAPOGUE (1929) zwar bibliographisch bekannten, aber bagatellisierten und vergessenen geographischen Zusammenhang der Imaibii mit den Megodonti wieder in Erinnerung gebracht und damit auf die gleichfalls bekannte und vergessene Abstammung von einer gemeinsamen Urform hingewiesen.

Wird diese Hypothese aber zum Faktum, dann liegt in dieser *Carabus*-Gruppe der einmalige Fall vor, daß ihre Taxa beziehungsweise deren Urformen, eine von der anderen abstammt und man ihre stammesgeschichtliche Entwicklung von West nach Ost verfolgen kann. Die Phylogenese äußerlich erkennbarer Eigenschaften ist buchstäblich Schritt für Schritt ablesbar.

Bevor auf dieses eigentliche Thema der Studie eingegangen wird, sollen die geologischen Gegebenheiten dieses Raums und deren tektonische Ursachen einer kurzen Darstellung unterzogen werden.

Geschichte des Himalaya

Vor etwa 150 Millionen Jahren war Indien bekanntlich Teil eines Superkontinents, als Gondwanaland bezeichnet. Dieses umfaßte neben Indien noch weitere Kontinente: Antarktis, Südamerika, Australien, Restafrika und die Insel Madagaskar. Durch Grabenbrüche zerfiel der Riesenkontinent in die eben genannten Teile, die nach verschiedenen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

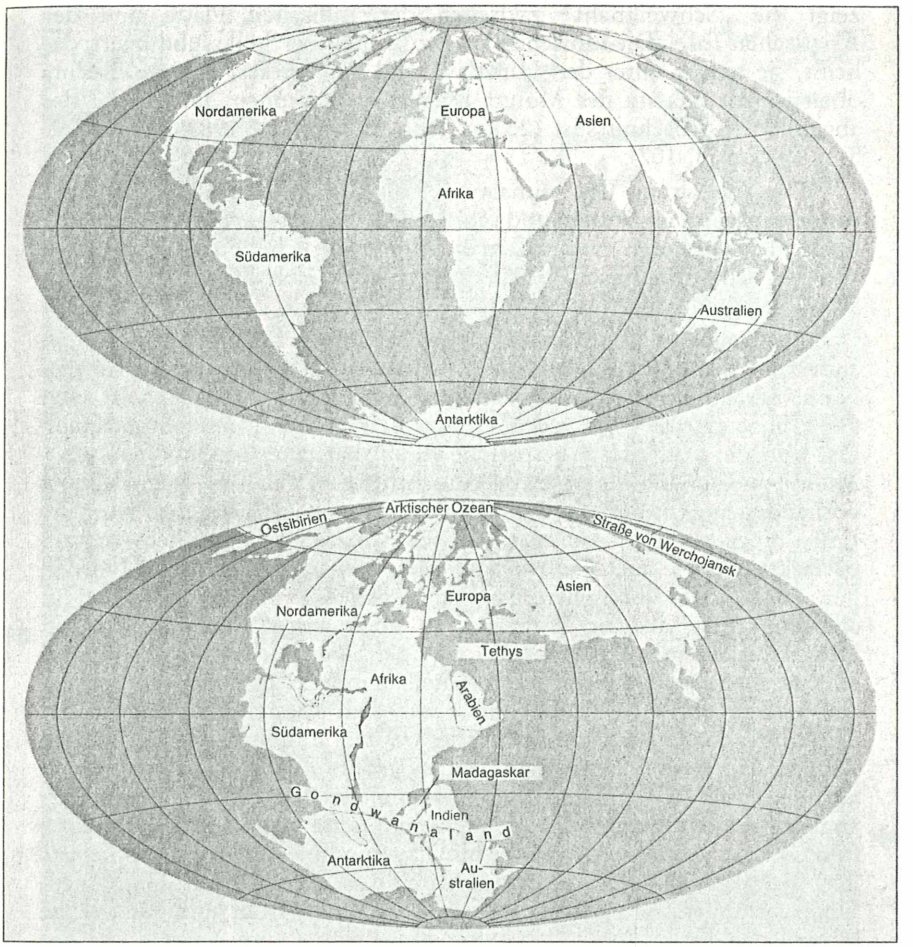

Abb.1: Oberes Bild: Die Landverteilung heute.
Unteres Bild: Die Landverteilung vor rund 150 Millionen Jahren.

Aus: WILSON, J. T.: Ozeane und Kontinente. Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg 1983.

Richtungen vom Rest des Gondwanakontinents wegdrifteten. Den hier interessierenden Teil schildert THENIUS (1981, 76) so: „. . der Indische Subkontinent dürfte sich vermutlich noch zur Kreidezeit vom übrigen Gondwanakontinent gelöst haben und wurde im Alttertiär Teil des asiatischen Kontinents."

Zwei Abbildungen sollen das Gesagte anschaulich machen. Die Abbildung 1 zeigt im oberen Teil die heutige Landverteilung, im unteren Teil die Landverteilung vor rund 150 Millionen Jahren. Die Abbildung 2

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zeigt die „Schweißnaht" zwischen der Indischen Platte und der Asiatischen Tafel. Die Indische Platte wird an dieser Stelle subduziert, das heißt, sie taucht unter den Himalaya und hebt dieses Gebirge. Rechts oben ist das Massiv des Mount Everest zu erkennen. Die Breite des abgebildeten Abschnitts ist 125 km (Abb. 1: WILSON, 1983, 13; Abb. 2: TOKSÖZ, 1983, 107).

Die Auffaltung des Himalaya erfolgte nicht überall gleichzeitig, sondern begann im Westen und schritt nach Osten fort. Sie ist auch heute noch nicht beendet. Rechnet man seine natürliche Fortsetzung nach Westen, den Hindukusch, hinzu, dann erstreckt sich dieses Gebirge über 33 Längengrade oder fast 3000 km.

Die Besiedlung eines entstehenden Gebirges erfolgt im Grunde nicht anders als die einer aus dem Ozean aufsteigenden Insel. Sie ist für den Naturforscher immer von besonderem Interesse. So betrachtet, ist auch der Himalaya eine Insel von allerdings beträchtlich größerem Ausmaß. Der von der Auffaltung betroffene Raum hat eine Größe von 6 bis 8 Millionen Quadratkilometern. Autochthone Arten des ehemals dort vorhandenen Teils der asiatischen Tafel dürften kaum geblieben sein. Die Besiedlung erfolgte also von außen. Von Osten konnten sowohl paläarktische wie auch indo-malayische Arten eindringen, von Norden her, also vom tibetischen Hochland, wieder paläarktische Arten, allerdings erst, als der Himalaya so hoch aufgefaltet war, daß ein Überwechseln möglich war, also erst bei einer Aufwölbung auf rund 4000 m. Dementsprechend ist der Anteil an innerasiatischen Arten relativ gering. Ein größerer Zuzug dürfte aus dem Westen erfolgt sein, der allerdings abrupt aufhörte, als der Osten Irans und der Westen Afghanistans arid wurden. Der weitaus größte Zuzug von Arten mußte aus dem Süden kommen. Sie entstammten dem weiten Raum der angedrifteten Indischen Platte, die äthiopische Elemente beherbergte. Nur so ist es zu erklären, daß die himalayanische Fauna zum Beispiel aus den Familien Cicindelidae und Carabidae die gleichen Gattungen, Untergattungen, in manchen Fällen die gleichen Arten aufweist wie die äthiopische Fauna (MANDL, 1987: Ein Beitrag zum Verständnis der Käferfauna des himalayanischen Raums; im Druck), doch lebt im gesamten Raum der angedrifteten Indischen Platte nicht eine einzige Art der Gattung *Carabus,* wie auch ganz Afrika (südlich der Sahara) weder heute noch in erdgeschichtlicher Vergangenheit je eine *Carabus*-Art beherbergte.

Woher kommen die Caraben des Himalaya?

Die Gattung *Carabus* ist ein altes Genus der Unterfamilie Carabinae, zu der auch die noch ältere Gattung *Calosoma* Weber gehört. Die Unterfamilie Carabinae ist eine der primitivsten Gruppen der Familie Carabidae. Das Entstehungszentrum der Gattung *Carabus* scheint das südliche Gebiet Chinas gewesen zu sein, wo heute noch die ursprünglichsten Formen dieser Gattung leben, vor allem das Subgenus *Apotomopte-*

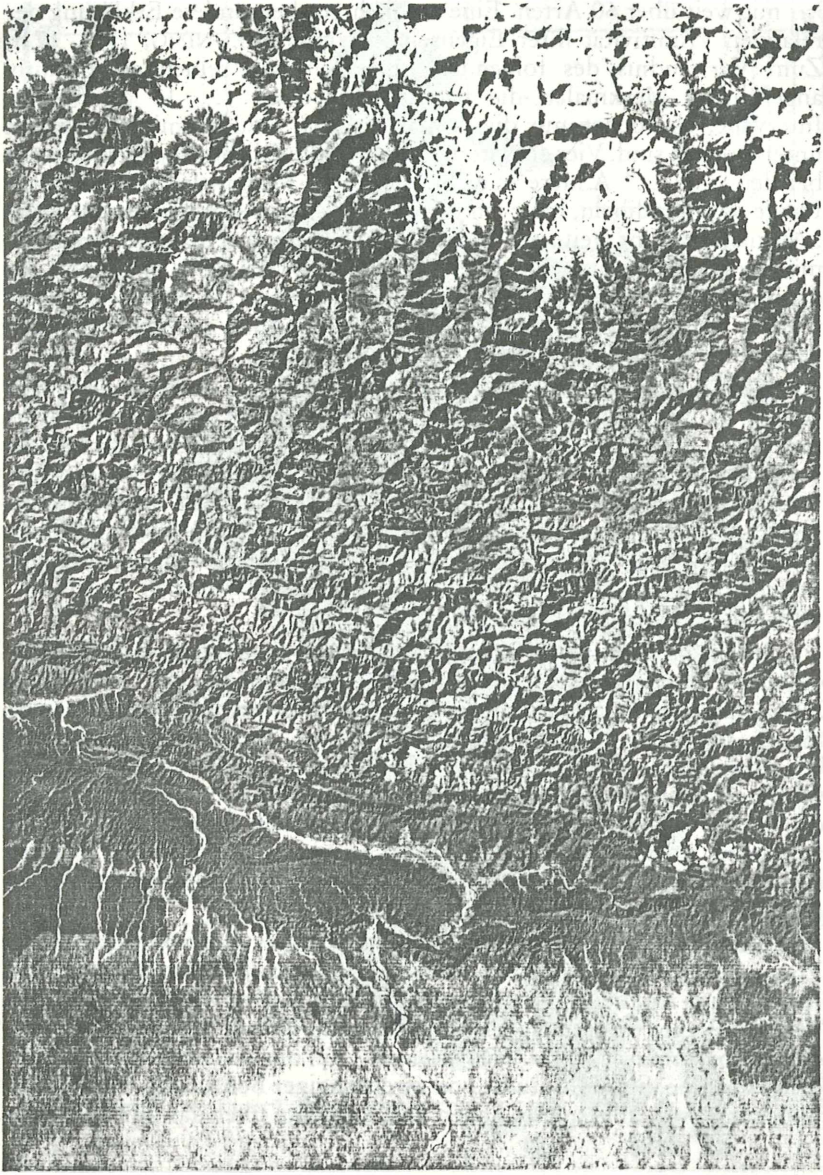

Abb. 2: Die tektonische Kontaktzone zwischen der Indischen Platte und der Asiatischen Tafel, markiert durch die beiden Pfeile am linken und am rechten Rand des Bildes.

Aus: TOKSÖZ, M. N.: Ozeane und Kontinente. Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg 1983.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

rus mit weit über 60 Arten. Eine sachlich gut begründete Erklärung der relativen Primitivität ihrer Eigenschaften gibt BREUNING, 1932, 17ff. Zum Verständnis des folgenden führe ich von seinen als primitiv angeführten Merkmalen die nachstehenden an: „. . 16 gleichartige Intervalle, von denen nur die primären durch punktförmige Grübchen unterbrochen sind. Vier erweiterte und besohlte Glieder der Vordertarsen bei den ♂♂ .“ Andere von ihm genannte Merkmale, besonders die Länge der Mandibeln, halte ich für weniger geeignet, was auch durch die „Ausnahmen“ im weiteren Verlauf seines Textes hervorgeht. Hingegen möchte ich als zusätzliches Merkmal die Form des Penis erwähnen, die dann als primitiv bezeichnet werden kann, wenn sie eine gekrümmte Chitinröhre mit zum Ende allmählich verjüngtem, an der Spitze schwach verrundetem Teilstück darstellt.

Von Südchina aus weiteten die Caraben ihren Lebensraum nach Mittel- und Nordasien aus, einschließlich aller dem Festland vorgelagerten Inseln. Über die Beringstraße erreichten sie mit einer nicht sehr beträchtlichen Zahl von Arten auch Nordamerika, südlich bis Mexiko. Westwärts besiedelte die Gattung fast ganz Asien (die subtropischen Gebiete ausgenommen) und Europa samt Nordafrika nördlich der Sahara und östlich bis Tunesien. Die nebenstehende Abbildung 3 zeigt den ungefähren Lebensraum der Gattung *Carabus* in Eurasien und Nordafrika (aus KRYSHANOWSKY, 1952).

Im zentralen Asien, in einem weiten Raum rund um das Sajangebirge in der Nord-Mongolei, bildete sich anscheinend ein sekundäres Entwicklungszentrum. Unter den dort entstandenen Formengruppen ist für die vorliegende Studie die Gruppe der *Megodontus*-Arten von besonderem Interesse. Über die Aufspaltung und Ausbreitung dieser Gruppe habe ich bereits einmal berichtet (Mitt. Ent. Ges. Basel, 1985, 35 (3): 103–105). Aus dieser ungemein artenreichen Gruppe sind für die folgenden Ausführungen aber nur die heute im Iran lebenden Formen beziehungsweise deren Vorfahren und der Untergattungstypus *Car. (Megodontus) caelatus* Solier von Interesse.

Der wahrscheinliche Ausbreitungsweg beider ging vom sekundären Entwicklungszentrum aus südwestwärts bis zum Elbursgebirge und Kopet Dagh für die erstgenannte Gruppe und weiter westwärts über den Transkaukasus, die Pontischen Alpen und den Balkan bis zur Adriaküste, dem Lebensraum des *Carabus caelatus*, für die zweite Gruppe. (Eine dritte Gruppe, für diese Studie von zweitrangiger Bedeutung, mußte sich, unbekannt wo, abgespaltet haben und erreichte über das zur Zeit ihrer

---

Abb. 3: Verbreitung der Gattung *Carabus* L. in der Paläarktischen Region. 1. primäres, 2. ein sekundäres Entwicklungszentrum. Weiße und schwarze Linien: Ausbreitungswege der *Megodontus*-Gruppe und der *Imaibius*-Gruppe.

Aus: KRYSHANOWSKY, O. L. (1953): Die Laufkäfer der Gattung *Carabus* in Mittelasien. Bestimmungstabellen der Fauna der UdSSR. Akademie der Wissenschaften, Leningrad 1953.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

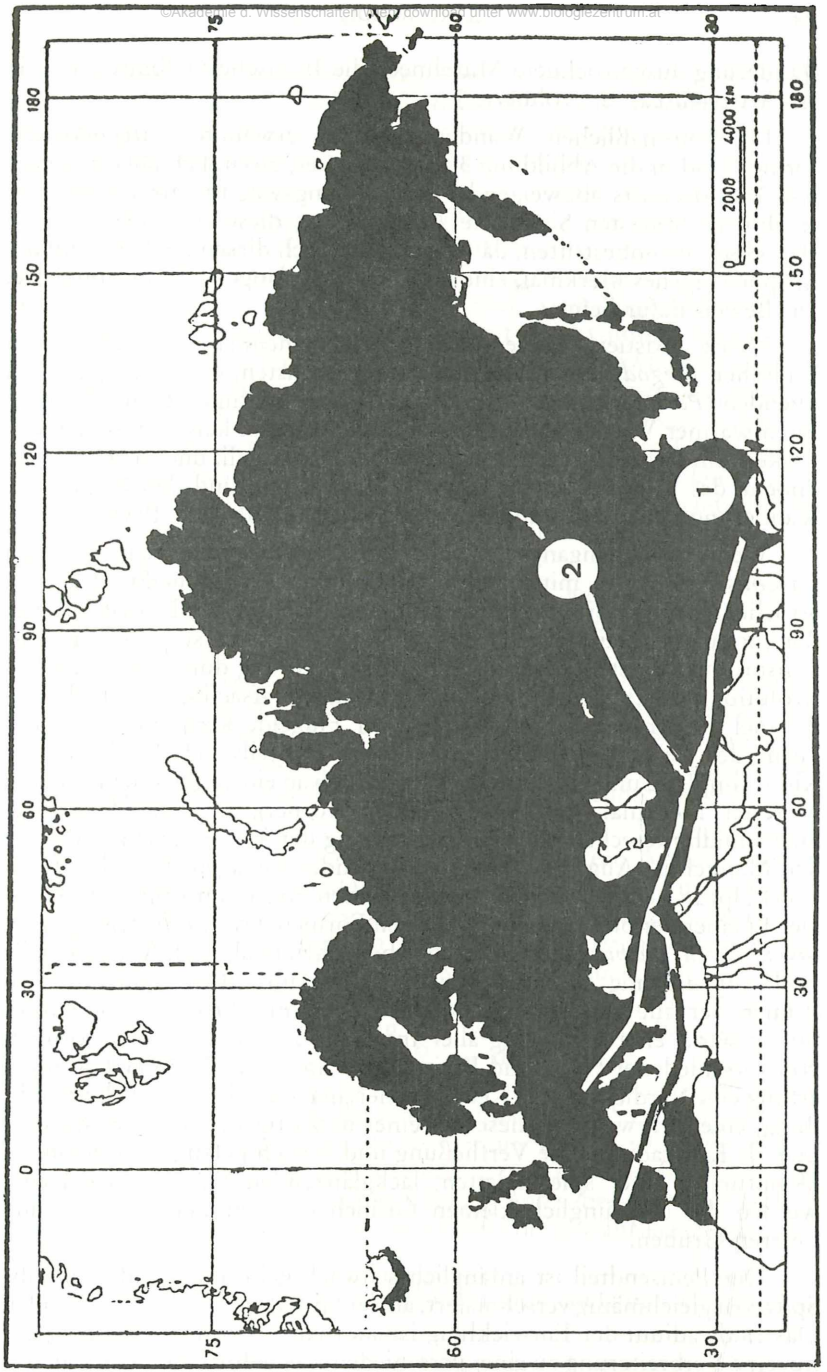

Abb. 3

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wanderung ausgetrocknete Mittelmeer die Iberische Halbinsel, wo sie zur Art *violaceus* L. evoluierte.)

Die mutmaßlichen Wanderwege der erwähnten *Megodontus*-Formen sind in die Abbildung 3 eingezeichnet, zusätzlich aber noch ein vom Iran ostwärts abzweigender Ausbreitungsweg für die Gruppe der Imaibii im weitesten Sinn. Die Abstammung dieser Gruppe von den Megodonti ist unbestritten, da ein ausschließlich diesen beiden *Carabus*-Gruppen eigenes Merkmal, eine nach unten verlängerte Kinnzahnplatte, den Beweis dafür liefert.

Heute existiert keine lückenlose Formenkette zwischen den iranischen *Megodontus*-Arten und der westlichsten, in Ost-Afghanistan lebenden *Parimaibius*art. Ein arides Klima verhindert die Bildung feuchtwarmer Wälder und bietet somit den Imaibii keine Existenzmöglichkeit. Im mittleren Tertiär war dies jedoch der Fall, und man darf eine Epoche des Miozäns als die Zeit der Abspaltung und den Beginn der Wanderung nach Osten ansehen (RÖGL & STEININGER, 1983, 150 ff.).

Wenn meine eingangs gemachte Aussage, daß die himalayanischen *Carabus*-Arten eng miteinander verwandt sind, das heißt, daß jede östlicher lebende Form ein durch Mutation, Selektion und Isolation einer Randpopulation einer westlicher lebenden Form entstandenes Evolutionsprodukt darstellt, dann muß diese Behauptung durch nachweisbare Evolutionsschritte beweisbar sein. Das ist auch tatsächlich der Fall, zum Beispiel an der Art der Ausbildung der Flügeldeckenskulptur, an der Form des Penis beziehungsweise dessen Endteils, an der Form der Kinnzahnplatte und fallweise noch zusätzlich an einem oder dem anderen weiteren Merkmal, beispielsweise der Körpergröße, der Form der Halsschildhinterecken oder der Beborstung der Vordertarsenglieder bei den Männchen. Allgemein läßt sich folgendes aussagen: Die Flügeldekkenskulptur ist bei den westlicher lebenden Arten am primitivsten. Sie gleicht einer der phylogenetisch ältesten Formen des *Carabus (Megodontus) violaceus purpurascens* F. auf der Iberischen Halbinsel. Alle Intervalle sind rippenförmig und von gleicher Höhe und Breite, und nur die Primärintervalle sind durch kleine Grübchen unterbrochen. Die Evolution bewirkt eine Auflösung aller Intervalle zu Kettenstreifen, oftmals von verschiedener Höhe und Breite. Im weiteren Verlauf der Evolution erfolgt eine Verdickung der Kettenglieder, manchmal bis zur Tuberkelbildung, eine Verzweigung dieser zu einer netzartigen, groben Runzelung und als Endstadium eine Verfließung und Verschmelzung der gesamten Skulptur zu einer spiegelglatten, lackglänzenden Fläche. Gleichzeitig werden die ursprünglich kleinen Grübchen zu immer größeren und tieferen Gruben.

Der Penisendteil ist anfänglich schwach gekrümmt und gegen die Spitze zu gleichmäßig verschmälert, an der Spitze selbst schmal verrundet. Das Endstadium der Entwicklung ist statt einer Verjüngung zur Spitze hin eine Verbreiterung zu einer verschiedenartig geformten Platte, die aus diesem Grund zu diagnostischen Zwecken gut verwendbar ist.

Die Kinnzahnplatte ist nicht, wie vielfach geglaubt wird, ein alleiniges Merkmal des Subgenus *Imaibius*, sondern ist bei vielen *Megodontus*-Arten bereits ganz ansehnlich ausgebildet, zum Beispiel bei den iranischen *Megodontus*-Formen, aber in fast gleicher Art auch bei der Subgenustypusart *Carabus (Megodontus) caelatus* SOLIER. BATES beschrieb sie dann genauer bei der Aufstellung seines neuen Subgenus *Imaibius* mit folgenden Worten: „. . . mentum dente magno valde elevato et compresso, apice truncato . " Sie ist, von der Seite besehen, anfänglich (bei den *Megodontus*-Arten) weniger breit, vorn abgerundet, hinten stumpfeckig. Sie verbreitert sich im Verlauf der Evolution bis zu einer auffällig breiten, vorn zugespitzten, hinten scharf spitzwinkelig gestalteten Platte. Diese Form zeigen nur die *barysomus*-Formen. Im weiteren Verlauf wird der Umriß weniger scharfkantig und weniger eckig und degeneriert zu einer schmalen Kinnleiste, deren vorderes Ende schmal, rechtwinkelig abgestutzt ist (westliche *Meganebrius*-Arten). Diese Leiste verschwindet bei den östlichen *Meganebrius*-Arten fast vollends, nur bei einer Form, *haraldmuelleri*, ist sie rudimentär erhalten, endet aber nicht recht-, sondern spitzwinkelig.

Nach derart viel Aufwand an Worten wegen einer einzigen Eigenschaft, eben der Kinnzahnplatte, ist es an der Zeit, nach ihrem Zweck zu fragen. Wenn eine Mutation wie diese auch bei weiterer Evolution an Dutzende von Arten und Millionen von Generationen weitergegeben wird, dann muß mit ihr ein Zweck erfüllt worden sein. Jeder Erklärungsversuch dieser seltsamen Mutation scheint vorerst zu scheitern, denn der weitaus größere Teil der Carabi kommt auch ohne diese Kinnzahnplatte aus. Vielleicht führt der folgende Erklärungsversuch zum Ziel.

Eine Millionen Jahre später entstandene weitere Art zeigt dieses Organ zur höchsten Blüte entfaltet, zeigt aber gleichzeitig einen weiteren Evolutionsschritt insofern, als die bei den ♂♂ der *Carabus*-Arten fast allgemein vorhandenen Bürsten auf den vier ersten Gliedern der Vordertarsen völlig verschwunden sind. Das aber läßt an einen Zusammenhang mit dem Kopulationsakt denken, da die Bürsten auf den Vordertarsengliedern nur bei den ♂♂ vorhanden sind und nur zum Festhalten am Vorderkörper des ♀ zu dienen haben. Fehlen diese Bürsten, so heißt das, sie sind überflüssig geworden. Dann aber liegt eine Erklärung für die Entstehung der Kinnzahnplatte vor: Sie hat die Aufgabe des Festhaltens des Männchens am Körper des Weibchens übernommen, möglicherweise durch Einhaken der nach unten abstehenden Kinnzahnplatte in die Aushöhlung zwischen Clypeus und Oberlippe oder einfach zwischen die Mandibeln, was den sichersten Halt gewährleistet, wenn das ♀ die Mandibeln schließt.

Beginn und Verlauf der Evolution bei den einzelnen Gruppen

Die Imaibii s. l.

Die *Parimaibius*-Gruppe. Den Anfang einer Evolution machte eine Randpopulation einer im ostiranischen Raum lebenden *Megodontus*-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Form, die die sich ihr im Miozän bietende Gelegenheit, ihren Lebensraum ostwärts auszudehnen, benutzte. Von ihr und allenfalls von ihr abstammenden Formen im weiteren östlichen Gebiet ist heute infolge der Verschlechterung des Klimas keine Spur mehr vorhanden. Erst im östlichen Afghanistan findet sich wieder eine *Carabus*-Art mit einer Kinnzahnplatte, die gegenüber jener der *Megodontus*-Formen vorn schärfer eckig und nach unten breiter geworden ist. Also ein erster Evolutionsschritt. Es ist die westlichste Art, *anami* (LEDOUX, 1977, 269), einer Artengruppe, für die BREUNING den Namen *Parimaibius* geschaffen hat. Bis heute sind nicht viel mehr als etwas über ein halbes Dutzend Formen bekannt geworden. Weitere Formen werden in diesem schwer zugänglichen und politisch unruhigen Gebiet wohl noch entdeckt werden. Der bisher östlichste Fund stammt aus dem Gebiet des Haramosh beiderseits des Indus, der in jener erdgeschichtlichen Epoche nach Norden entwässerte und daher keine Verbreitungsschranke bildete. Südlich der Art *gridellii* BREUNING in der neueren Literatur zu findende Fundorte bezweifle ich, da diese Arten nur nach ♀♀ beschrieben wurden, die eine Zuordnung zum Subgenus *Parimaibius* nicht gewährleisten. Auffällig ist, daß keine der zwischen Hindukusch und Karakorum lebenden Arten eine besondere Veränderung der Flügeldeckenskulptur oder auch einer anderen Eigenschaft aufweist. Sie alle zeigen eine mehr oder weniger *violaceus*-artige Skulptur.

Einige Arten der *Parimaibius*-Gruppe haben das Kaghantal abwärts den Weg nach Süden gefunden, genau in jenen Raum, den ich als „explosives Evolutionszentrum" bezeichnen möchte. Er umfaßt etwa das Gebiet zwischen 73° und 75° Ost und 34° 30' und 35° 30' N. Die Zeit, in der die Arten dieser Untergattung dieses Gebiet erreichten, war das Obermiozän, als auf der nördlichen Halbkugel ein wesentlich wärmeres Klima herrschte als heute. Der Nordpol lag im Miozän um 15 Grad südlicher, daher auch das oben umgrenzte Gebiet, das so ziemlich mit dem heutigen Kaschmirbecken und seiner nicht allzu weiten Umgebung

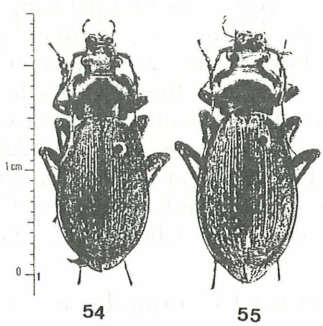

Abb. 4:
Fig. 54: *Carabus (Parimaibius) baronii* HEINERTZ ♂.
Fig. 55: *Carabus (Parimaibius) baronii* HEINERTZ ♀

identisch ist. Nur war es zu jener Zeit noch nicht eingebrochen, daher in jeder Richtung hin besiedelbar. Auch der im Miozän wahrscheinlich nach Süden entwässernde Jelam war keine Verbreitungsschranke.

Obwohl heute zwei *Parimaibius*-Arten fast am gleichen Ort siedeln, mutierte nur eine und evoluierte zu einer neuen Form: *baronii* HEINERTZ. Die Entdeckung dieser Art darf als Glücksfall bezeichnet werden, evoluiert doch diese nicht nur in einer Richtung, sondern gleich in mehreren, und zwar hin zu den Arten der Gruppe, zu der auch *Carabus caschmirensis* gehört, also zur *Lithariophorus*-Gruppe. Die Evolutionsschritte betreffen vor allem die Ausbildung der Flügeldeckenskulptur und die Form des Penis. Erstere wird gröber, stärker zerhackt und weitgehend aufgelöst. Der Penisendteil ist gerader und stärker abgerundet. Am besten charakterisiert man die Art *baronii* mit der Bezeichnung „Übergang zwischen *Parimaibius* und *Lithariophorus*"

Die *Lithariophorus*-Gruppe. Die Arten dieser Gruppe leben zum Teil sympatrisch mit *Parimaibius*-Arten und bastardieren gelegentlich mit ihnen. Ihre Körperlänge ist größer, wenn auch sehr kleine Exemplare des *caschmirensis* zum Beispiel keine Seltenheit sind. Ein weiterer Evolutionsschritt ist die noch stärker aufgelöste Flügeldeckenskulptur, die nur mehr aus zwar noch in Reihen stehenden, länglichen bis runden, aber immer groben Intervallbruchstücken besteht. Auch der Penis ändert sich: Das Endstück ist gestreckt und breit abgerundet. Ein zusätzlicher Evolutionsschritt ist noch die Farbe der Oberseite, die bei einigen Arten leuchtend grün wird.

Die *Imaibius* s. str.-Gruppe. Auch diese Gruppe lebt sympatrisch mit den beiden vorherigen. Ihre Abstammung von einer Urform der *Lithariophorus*-Gruppe steht wohl außer Zweifel. Dafür spricht nicht nur die geographische Lage, sondern auch eine Reihe von morphologischen Eigenschaften. Es sind dies gleichsam die Evolutionsschritte. Ein geschwungener Halsschildseitenrand, damit verbunden spitze Hinterecken, eine noch stärker aufgelöste Flügeldeckenskulptur mit Längs- und Querrunzeln, die nicht die Spur einer Reihung mehr erkennen lassen, keine verbreiterten und besohlten Vordertarsenglieder bei den ♂♂ und stark verflachte Schultern. Bei zwei Rassen geht die Skulpturauflösung so weit, daß überhaupt keine Elemente vorhanden sind, sondern eine glatte bis lackglänzende Oberseite.

In einer zusammenfassenden Publikation über die *Carabus*-Arten Pakistans und der westlichen Teile des Himalaya wird die Ansicht vertreten, daß die Art *barysomus* sich von allen anderen Gruppen der Imaibii schon frühzeitig abgetrennt hat. Mit dieser unverbindlichen Ansicht soll wohl angedeutet werden, daß *barysomus* eine phylogenetisch sehr alte Form darstellt. Dies ist unrichtig, da alle oben angeführten Eigenschaften alles andere als primitiv sind. In einer Publikation aus 1986 habe ich nachgewiesen, daß zwei *barysomus*-Rassen, *huegeli* und die neu beschriebene Rasse *solidisculptus*, im obersten Pliozän, vielleicht sogar erst im Pleistozän entstanden sein könnten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die *Tropidocarabus*-Gruppe. Der Name stammt von KRAATZ für seinen *Carabus opacus*, wurde von ROESCHKE 1907 als Synonym zu *Imaibius* (sensu ROESCHKE) eingezogen und von mir 1986 für *dardiellus* (*opacus* ist ein Synonym dieser Art) wiederhergestellt. Ihre Arten sehen größtenteils den *Parimaibius* sehr ähnlich, haben eine regelmäßige, relativ feine Skulptur, aber vier behaarte und verbreiterte Vordertarsenglieder beim ♂. Auch der Penis ist verschieden: An der Spitze breit abgeplattet. Die Flügeldeckenintervalle sind nur bei zwei Arten zu Tuberkelreihen umgewandelt, haben also diesen Evolutionsschritt mitgemacht, alle anderen Arten haben die Skulptur nur mäßig bis überhaupt nicht verdickt.

Es kann kein Zweifel herrschen, daß ihre Urform auch aus einer Randform einer *Parimaibius*-Art entstanden sein muß, obwohl das heutige Verbreitungsbild der zwei Gruppen keinen Berührungspunkt zeigt. Es besteht eine Verbreitungslücke, die aller Wahrscheinlichkeit nach durch ein tektonisches Ereignis verursacht wurde. Ich denke da vor allem an den Einbruch des Kaschmirbeckens, an dessen Rändern der Großteil der *Tropidocarabus*-Arten siedelt. Diese Gruppe ist überdies die einzige, die die Ausbreitung der Imaibii s. l. bis über die Westgrenze Nepals hinaus vollzogen hat. Dort aber ist die endgültige Grenze des Vorkommens einer *Imaibius* s. l.-Art.

Zum Abschluß sei eine schematische Zeichnung des Kaschmirbekkens und des dieses umgebenden Raums gebracht, die die Lage des Evolutionszentrums zeigt. Es ist durch vier Kreuze gekennzeichnet. Die Lebensräume der vier Gruppen sind durch Umgrenzungen markiert, innerhalb welcher die bekannt gewordenen Fundorte der einzelnen Taxa liegen. Deutlich erkennbar ist das drei von den vier Gruppen gemeinsame Gebiet im Kaghantal sowie auch die Verbreitungslücke zwischen den *Parimaibius*- und den *Tropidocarabus*-Arten (Abbildung 5).

Die Meganebrii s. l.

Die *Meganebrius* s. str.-Gruppe. Vom Gebiet um Jumla, dem Lebensraum der östlichsten *Tropidocarabus*-Art, *cavifrons* MANDL, ein paar Dutzend Kilometer nach Osten, finden sich etliche Arten einer *Carabus*-Untergattung, die allgemein als *Meganebrius* angesehen wird, auch wenn sie den Eigenschaften dieser nicht haarscharf entspricht. Die Tiere besitzen an der Unterseite des Kinns eine nicht sehr auffallende Leiste, deren vorderes Ende rechtwinkelig abgestutzt ist. Formen mit dieser Art Kinnleiste kommen nur wenig über das Kali-Gandaki-Tal nach

---

Abb. 5: Der Raum um das Kaschmir-Becken. Das Evolutionszentrum ist durch vier Kreuze markiert und der ungefähre Lebensraum der vier Gruppen durch je eine Linie umrissen:
Grob punktierte Linie: *Parimaibius*-Gruppe
Gestrichelte Linie: *Lithariophorus*-Gruppe
Strichpunktierte Linie: *Imaibius*-s.-str.-Gruppe
Voll ausgezogene Linie: *Tropidocarabus*-Gruppe

Kartenausschnitt aus: FUCHS, G.: Outline of the Geology of the Himalaya. Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft Wien 1981/82.

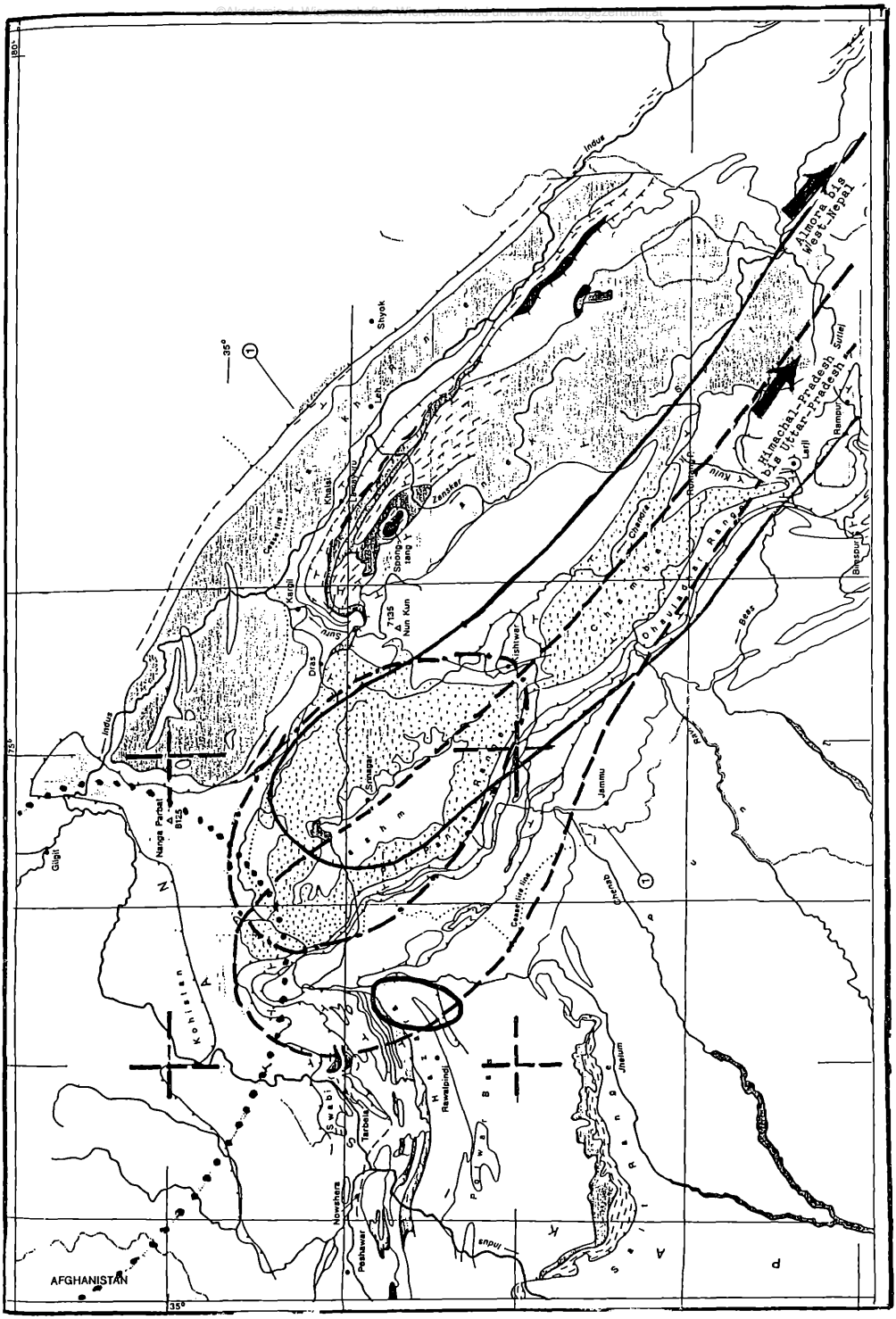
Indus
Shyok
Leh
Khalsi
Zanskar
Kargil
Suru
Dras
7135
Nun Kun
Srinagar
Ishtiwar
Chenab
Ravi
Beas
Sutlej
Jammu
Jhelum
Rawalpindi
Taxila
Swabi
Peshawar
Nowshera
Nanga Parbat
8126
Gilgit
Kohistan
AFGHANISTAN
Almora
West Nepal
Himachal-Pradesh
Uttar-Pradesh
Lahul
Rampur
Bhaspur
Kulu
Rohtang
Chamba
Dhauladhar Range
Pir Panjal Range
Kashmir
Salt Range
Cease fire line
35°
75°
80°
76
75
74
73
72

Abb. 5

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Osten vor, darüber hinaus, bis auf die weiter oben genannte Form *haraldmuelleri* (im Dudh Kosital), aber kaum mehr. Eine eigene Untergattung für sie zu schaffen halte ich nicht für sinnvoll, zumal die Ausbildung der Flügeldeckenskulptur wie auch die Form des männlichen Genitalorgans äußerst variabel sind. Die Anzahl der beschriebenen Taxa dieses Formenkomplexes ist relativ hoch. Ich habe sie in einer früheren Publikation (1986) als Übergangsgruppe zu den Imaibii s. l. bezeichnet, denn aus einer anderen Carabengruppe können sie sich nicht entwickelt haben, da in diesem Raum keine andere existiert. Auch ist die morphologische Ähnlichkeit auffallend groß.

Die Evolution der Meganebrii scheint in diesem Raum mit dem extrem feuchten Klima während der Monsunzeit zusammenzuhängen. Die *Meganebrius*-Arten leben nahezu ausschließlich in der Nebelwaldzone zwischen 2500 bis knapp an 4000 m. Ihre Entstehungszeit dürfte

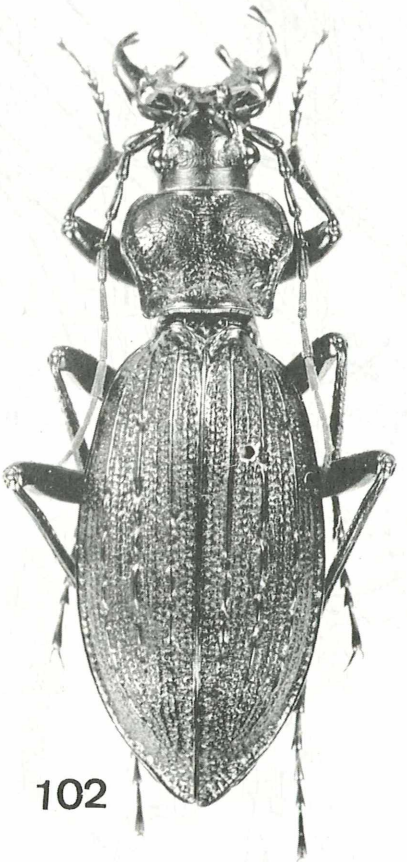

Abb. 6:
Fig. 102: *Carabus (Imaibius) isabellae* LASSALLE

nicht über das Pliozän hinausreichen. Vom Kali Gandakital an bis zur Grenze Nepals mit Sikkim fehlt den Individuen praktisch die oben geschilderte Kinnleiste und kehrt bis zur gegenwärtigen Ostgrenze des Vorkommens von *Meganebrius*-Arten auch nicht wieder.

Aus dem Raum des Gebirgsstocks Manaslu wurde 1985 ein *Imaibius isabellae* Lassalle beschrieben, den ich hier der Vollständigkeit halber erwähnen möchte. Eine Untersuchung wurde mir leider nicht ermöglicht, so daß ich über die Zugehörigkeit der Art zu einem der relevanten Subgenera nicht Stellung nehmen kann. Aus geographischen Gründen aber bezweifle ich die Richtigkeit der Zuteilung dieser neuen Art zu *Imaibius* oder zu *Tropidocarabus*. Auch die Abbildung spricht dagegen. Das Bild erinnert weit eher an eine *Meganebrius*-Form (Abb. 6, Fig. 102).

Nach Fertigstellung meines Manuskripts wurde mir von H. LASSALLE das Bild des Käfers selbst wie auch ein solches der Kopfunterseite gesandt, auf welchem die Kinnzahnplatte ersichtlich ist. Ich möchte Herrn LASSALLE für dieses Entgegenkommen auch hier noch einmal herzlich danken. Die Folgerungen, die ich aus den beiden Abbildungen ziehe, erfordern eine Einschaltung an dieser Stelle meines Manuskripts (Abb. 6 a, Fig. 103).

Die Abstammung von einer mit einer zu *Imaibius* s. l.-Form gemeinsamen Urform muß auch für *Carabus isabellae* angenommen werden, genau so, wie bei den westlichsten *Meganebrius*-Formen. Bei letzteren nehme ich an, sie hätten eine gemeinsame Urform mit *Car. cavifrons*, bei *Car. isabellae* glaube ich eine gemeinsame Urform mit *Car. boysi* annehmen zu müssen. Das aber bedingt zwei verschiedene Ausbreitungswege. Die ersteren wanderten zunächst südostwärts, evoluierten zu einer stattlichen Anzahl von Arten und besiedelten mit der Art *quinlani* ein weites Areal, das vom unteren Kali Gandakital bis zum Gebirgsstock des Manaslu reicht. Die Abstammung von einer *Imai-*

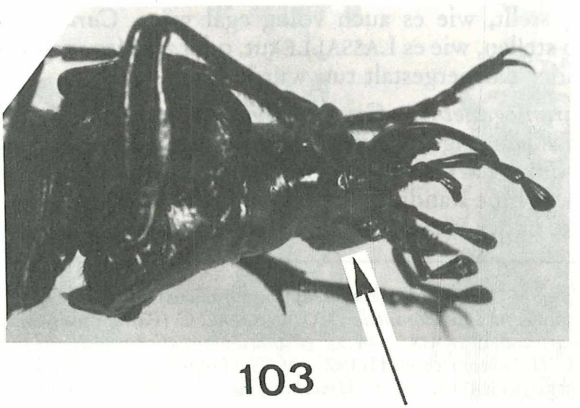

Abb. 6 a

Fig. 103: Kopfunterseite dieses Exemplars mit Kinnzahnplatte (Pfeil).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bius s. l.-Form ist an der zu einer Kinnleiste reduzierten Kinnzahnplatte ersichtlich, die dann bei den *quinlani*-Rassen kaum mehr nachweisbar ist.

Die zweite, meiner Annahme nach aus einer mit *Car. boysi* gemeinsamen Urform evoluierte Formengruppe wanderte ziemlich genau ostwärts, doch ist von diesen Arten bisher noch keine entdeckt worden, bis auf das eine Exemplar des *Car. isabellae* im Großraum des Manaslu. Das Besondere an dieser auffallend großen Form (29 mm) aber ist, daß ihre Kinnzahnplatte nicht bis zu einer Leiste degradiert ist, sondern nur bis zu einem plattenähnlichen, länglichen Wulst, den die Abbildung 6 a deutlich zeigt (Pfeil!). Es ist also ein vorhergegangener Evolutionsschritt erhalten geblieben. Sie ist im Umriß auf der Abbildung 9 als Figur 101 wiedergegeben.

Damit erklärt sich die mir bisher unverständlich gebliebene Tatsache, daß die im Everest-Gebiet, also weitab von den westlichen *Meganebrius*-Arten siedelnde Form *haraldmuelleri* auch einen, noch dazu recht deutlichen Rest einer Kinnzahnleiste hat (Abb. 9, Fig. 99 u. 100). Sie dürfte also nicht, wie ich bisher annahm, aus einer Randpopulation des *Meganebrius-nepalensis* entstanden sein, sondern das vorläufige Endstadium einer mit *Meganebrius boysi* gemeinsamen Urform darstellen.

Als Ergebnis meiner Untersuchungen folgere ich: *Carabus isabellae* ist weder ein *Imaibius* noch ein *Meganebrius!* Er ist das Evolutionsprodukt einer Population der ersteren Gruppe auf dem Wege zu einer solchen der zweiten Gruppe, das bisher noch unbekannte, aber zu erwarten gewesene „missing link" beim Abbau der Kinnzahnplatte. Es wiederholt sich hier derselbe Fall wie beim Aufbau dieses Organs bei einer *Megodontus*-Art zur ersten Form einer schon zu *Imaibius* zu stellenden, leider ausgestorbenen Art. Ein „missing link" gibt es hier aber nicht, die Zwischenform heißt *Carabus persianus.* Man vergleiche bloß die Figuren 62 und 63 mit der Figur 101 auf der Abbildung 8. Es ist daher völlig egal, ob man *Carabus persianus* zu *Megodontus* (ROESCHKE) oder zu *Imaibius* (LAPOUGE) stellt, wie es auch völlig egal wäre, *Carabus isabellae* zu *Imaibius* zu stellen, wie es LASSALLE tut, oder zu *Meganebrius,* wie ich es auf Grund der Körpergestalt tun würde.

Die *Parameganebrius*-Gruppe: In einem kleinen, verglichen mit der enormen Ausdehnung des Himalaya, geradezu winzigen Abschnitt, dem Khumbu-Himal, hat eine Evolution auch der *Meganebrius*-Untergattung stattgefunden. Eine Randpopulation vermutlich der Urform des *nepalensis* evoluierte in der Weise, daß sie auf dem Prosternalfortsatz eine dichte

---

Abb. 7: 40. *Carabus (Megodontus) violaceus (purpurascens) muelleri* HAURY. – 41. *C. (M.) violaceus (purpurascens) pseudomuelleri* CODINA. – 42. *C. (Parimaibius) anami* LEDOUX. – 43. *C. (P.) nouristani* LEDOUX. – 44. *C. (Lithariophorus) caschmirensis fortetuberculatus* HEINZ. – 45. *C. (L.) antonrichteri* HEINZ. – 46. *C. (Tropidocarabus) dardiellus* BATES. – 47. *C. (T.) granulisparsus* BATES. – 48. *C. (Imaibius) barysomus hazarensis* DEUVE. – 49. *C. (I.) barysomus barysomus* BATES. – 50. *C. (I.) barysomus heroicus* SEMENOW. – 51. *C. (I.) barysomus huegeli* ROESCHKE. – 52. *C. (I.) barysomus huegeli* ROESCHKE (Übergangsform zur ssp. *solidisculptus* MANDL. – 53. *C. (I.) barysomus solidisculptus* MANDL.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

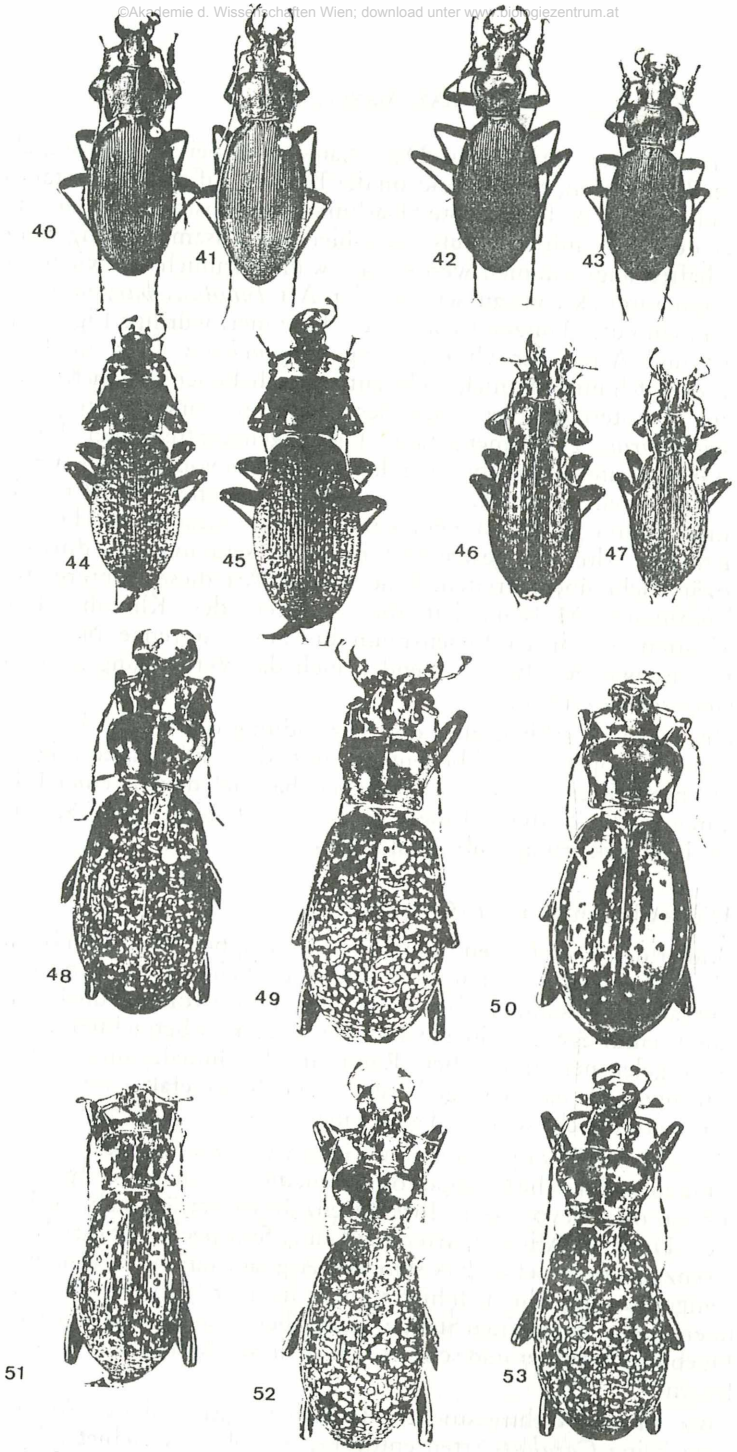

Abb. 7

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bürste roter Haare entwickelte. Dazu kam, nicht bei allen Arten, aber doch bei den meisten, eine Reduktion der Bürsten auf den Vordertarsengliedern bei den ♂♂. Da die rote Haarbürste am Prosternalfortsatz auch nur bei den ♂♂ auftritt, muß auch hier ein Zusammenhang beider Eigenschaften angenommen werden, am wahrscheinlichsten wieder mit dem Kopulationsakt, genau wie bei der Art *Imaibius barysomus*. Da immerhin ein gutes Dutzend von Arten diese merkwürdige Eigenschaft aufweist und Arten der Untergattung *Meganebrius* s. str. in diesem Gebiet, dem Khumbu Himal, nicht auftreten, habe ich diesen Komplex der eine Prosternalbürste tragenden Taxa zu einer Untergattung *Parameganebrius* zusammengefaßt. Die Eigenschaften aller Formen dieser Gruppe sind recht labil, man kann sie kaum voneinander trennen, einige von ihnen eigentlich nur nach dem Aussehen des Penis. Der allerdings nimmt zuweilen geradezu groteske Gestalt an. Das erdgeschichtliche Alter der gesamten Gruppe ist sehr jung. Es dürfte das Pleistozän nicht überschreiten. Eine einzige Art dieser Untergattung, *pseudoharmandi* MANDL, hat die Grenzen des Khumbu Himal überschritten und ihren Lebensraum bis zur Ostgrenze Nepals mit Sikkim ausgeweitet. Hier aber endet auch das Verbreitungsgebiet der *Parameganebrius*-Arten.

Um einen Überblick über die Abwandlung der Eigenschaften der einzelnen Gruppen, gleichbedeutend mit den aufeinanderfolgenden Evolutionsschritten, rasch zu ermöglichen, habe ich diese in einer Tabelle zusammengefaßt. Zu dieser Tabelle gehören die Abbildungen 7, 8, 9 und 4. Eine weitere Erklärung erübrigt sich daher.

Die restlichen *Carabus*-Gruppen

Außer den beiden eben besprochenen Gruppen leben im Himalaya noch einige *Carabus*-Arten, die allerdings keine zehn Prozent der Gesamtzahl der bekannten Taxa ausmachen. Um es vorwegzunehmen, sie sind als Fremdlinge der himalayanischen Fauna zu betrachten, aus dem nördlich gelegenen tibetischen Raum in das himalayanische Gebiet eingedrungen, als das Gebirge bereits so hoch aufgefaltet war, daß eine Querung ermöglicht wurde; das ist eine Höhe von nicht unter 4000 m.

Fünf dieser Taxa gehören dem Subgenus *Trachycarabus* an. Es ist dies eine eurosibirische Gruppe von Arten, die überall nur Steppengebiete bewohnen oder bevorzugen. Ihre Artenzahl ist beträchtlich, sie beträgt mehrere Dutzend. Mit vier Arten (und einer Subspecies) ist diese Gruppe im Grenzgebiet zwischen Pakistan und Afghanistan in das Himalayagebiet eingedrungen, lebt auch hier zumeist in einer Höhe von 4000 m und darüber, also in der alpinen Steppe, steigt aber doch bis an die Grenze des Waldgebietes herunter und scheint sich an diesen Biotop bereits angepaßt zu haben.

Bis zu den Gebirgsstöcken des Dhaulagiri und des Annapurna wurden keine *Carabus*-Arten entdeckt, obwohl das Gebiet relativ gut erforscht ist. In diesem Gebiet verläuft der Kamm des Himalaya weit

Wissenschaftl. Download unter www.biologiezentrum.at

Merkmale	Flügeldecken-skulptur	Form des Penisendstücks	Form der Kinnzahnplatte	Allfällige andere Merkmale
Gruppe *Parimaibius*	Gleichartig ausgebildete, nur bei den primären mit durch Punktgrübchen unterbrochenen Intervallen (Primitivskulptur) bis kettenförmig unterbrochene Intervalle mit teilweise pustelartigen Kettengliedern (Endstadium)	Stark bis mäßig stark abgebogen, Spitze schmal bis nur wenig breiter verrundet	Vorn und hinten verrundet, keine deutliche Bildung von Ecken. Anklänge an Kinnzahn des *Car. (Meg.) persianus*	Nur die westlichste (primitivste) Art von bedeutender Körpergröße (über 30 mm), alle übrigen Arten klein bis sehr klein. Die drei ersten Glieder der Vordertarsen bei den ♂♂ verbreitert und besohlt
	Abb. 7, Fig. 42 u. 43, und Abb. 4, Fig. 54 u. 55	Abb. 8, Fig. 5 u. 6	Abb. 9, Fig. 64 u. 65	
Lithariophorus	Intervalle mit in regelmäßigen Reihen stehenden Kettengliedern oder Körnchen. Eine netzartige Querverbindung beginnt bei einer Art sich zu entwickeln. Die Skulptur dieser Gruppe ist eine Parallelentwicklung zur Skulptur der *caelatus*-Gruppe des SG *Megodontus*	Gerade und an der Spitze breit verrundet	Stark nach unten vorgezogen, mit spitzem, hinteren Eck	Wesentlich größer als Individuen der vorigen Gruppe, 30 mm nicht unterschreitend. Die drei ersten Glieder der Vordertarsen bei den ♂♂ erweitert und besohlt
	Abb. 7, Fig. 44 u. 45	Abb. 8, Fig. 4	Abb. 9, Fig. 66 u. 67	
Imaibius	Intervalle völlig aufgelöst, Skulptur wird netzartig verworren. Punktgrübchen zunächst klein. Skulptur verflacht weiter und erlischt völlig. Flügeldeckenoberfläche wird spiegelglatt und lackglänzend. Die Punktgruben werden groß und tief	Bleibt gerade, wird aber auffällig schmäler. Spitze sehr schmal abgerundet	Noch stärker nach unten verlängert, vorn schmal gerundet, Hintereck scharf spitzwinkelig	Die größten Arten mit Individuen mit 50 mm. Alle Vordertarsenglieder bei den ♂♂ nicht erweitert und nicht besohlt
	Abb. 7, Fig. 48–53	Abb. 8, Fig. 1–3	Abb. 9, Fig. 68–75	
Tropidocarabus	Ähnlich jener der *Parimaibius*-Gruppe, aber oft vernetzt oder teilweise körnig. Primärintervalle in Kettenglieder zerlegt, die einzelnen Glieder in der Regel normal, nur bei zwei Arten pustelförmig ausgebildet. Sekundär- und Tertiärintervalle können auch völlig verschwinden	Sehr variabel, aber niemals zugespitzt, sondern plattenförmig verbreitert. Für diagnostische Belange ist die Form dieses Organs das wichtigste Merkmal	Erinnert an die Form bei den *Lithariophorus*-Arten, ist aber äußerst variabel, was auf Vorhandensein mehrerer Rassen hindeutet, die mit herkömmlich verwendeten Merkmalen nicht faßbar sind. Ihre Taxonomie bleibt daher vorderhand offen	Größe der meisten Arten ungefähr die der Arten der *Parimaibius*-Gruppe. Zwei Arten (mit pustelförmigen Intervallen) sind größer als normal, eine, vermutlich aus der alpinen Steppe stammend, ist auffallend klein. Vier Glieder der Vordertarsen bei den ♂♂ verbreitert und besohlt
	Abb. 7, Fig. 46 u. 47	Abb. 8, Fig. 9–39	Abb. 9, Fig. 76–94	

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Merkmale	Flügeldecken-skulptur	Form des Penisendstücks	Form der Kinnzahnplatte	Allfällige andere Merkmale
Gruppe *Meganebrius*	Ähnlich jener der *Parimaibius*-Formen. Primärintervalle zumeist als Kettenglieder ausgebildet, die auch tuberkelartig werden können. Sekundär- und Tertiärintervalle ebenfalls öfters in Kettenglieder aufgelöst. Die Skulptur neigt ganz allgemein zur Auflösung, das heißt zur Bildung von Quartärintervallen (Körnchenreihen) oder von zusätzlichen Intervallen zwischen Naht und erstem Tertiärintervall	Penisform ungemein variabel: spitzwinkelig und schmal verrundet bis breitplattenförmig. Infolge ihres geringen Alters (Pliozän) neigen sie stark zur Aufsplitterung in Rassen und ist dann nur am Penis die Artzugehörigkeit ermittelbar	Kinnzahnplatte ist keine mehr vorhanden, an ihrer Stelle befindet sich bei den westlichen Formen eine Kinnleiste, die als reduzierte Platte gedeutet werden kann. Bei den östlichen Formen ist sie nur bei einer *nepalensis*-Subspezies deutlich ausgebildet, sonst aber, wenn überhaupt vorhanden, noch stärker reduziert	Bei den ♂♂ sind die vier ersten Glieder der Vordertarsen verbreitert und besohlt
			Abb. 9, Fig. 96–100	
Paramegaenebrius	Bei allen Formen bereits soweit aufgelöst, daß alle Intervalle, einschließlich der quartären, gleichartig aussehen, d. h. sie sind sehr schmal und in Kettenglieder oder Punktreihen zerteilt. Die Ursache ist das sehr geringe phylogenetische Alter (vermutlich Pleistozän). Daher ist auch ihr Lebensraum beschränkt und ihre Formenfülle groß	Sehr vielgestaltig und für die Artzuteilung oft allein ausschlaggebend. Begründung wie vorhin	Eine Kinnzahnplatte oder auch nur eine Kinnleiste ist bei keiner Art mehr vorhanden. An ihrer Stelle befindet sich ein kleiner, nach unten vorstehender Wulst	Bei den meisten Formen sind die vier ersten Vordertarsenglieder bei den ♂♂ nicht oder nur ganz schmal erweitert und nicht oder kaum besohlt. Dafür ist eine andere Eigenschaft feststellbar: Eine dichte, rote Behaarung des Prosternalfortsatzes, die einem Filz gleicht. Sie hat sicher die Aufgabe eines Haftorgans beim Kopulationsakt, wodurch die Behaarung der Vordertarsenglieder überflüssig wird. Ein auffallender Parallelfall zu *Carabus (Imaibius) barysomus*, aber durch Entwicklung eines anderen Haftorgans

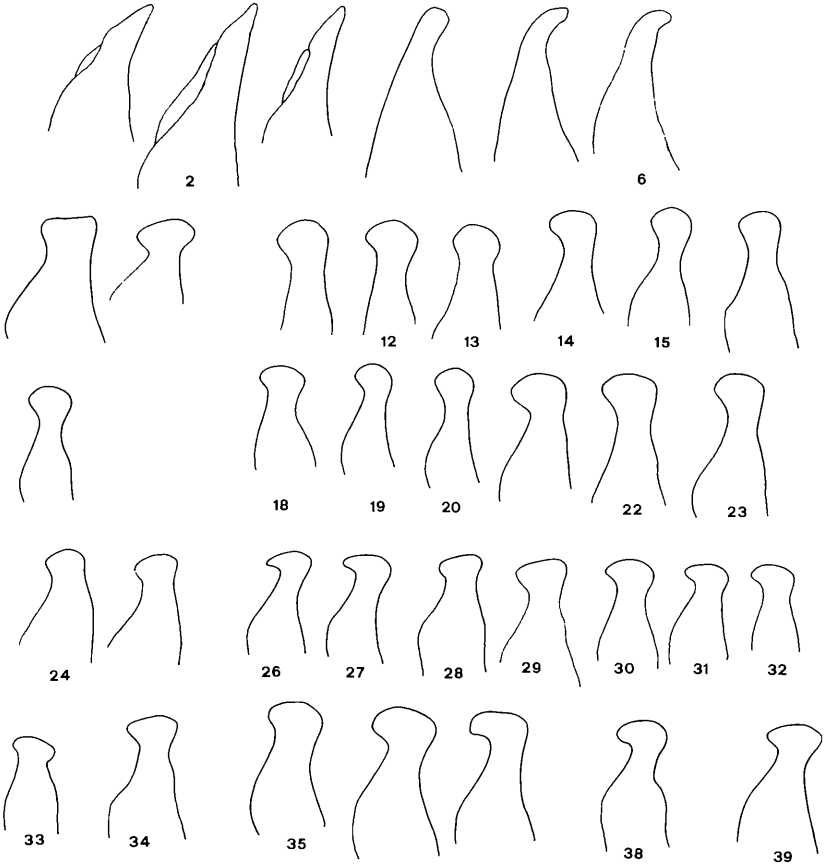

Abb. 8: Penis-Endteil-Zeichnungen bei verschiedenen Formen aus den vier Gruppen der Imaibii s. l.
1. *Carabus (Imaibius) barysomus barysomus* BATES. – 2. *C. (I.) barysomus heroicus* SEMENOW. – 3. *C. (I.) barysomus huegeli* ROESCHKE. – 4. (Lithariophorus) caschmirensis REDTENBACHER. – 5. *C. (Parimaibius) gridellii naranensis* HEINERTZ. – 6. *C. (P.) baronii* HEINERTZ. – 9. *C. (Tropidocarabus) rostianus* SEMENOW. – 10. *C. (T.) stoliczkanus* BATES. – 11–13. *C. (T.) epipleuralis* SEMENOW. – 14–16. *C. (T.) dardiellus* BATES. – 17–25. *C. (T.) subpunctulus* ROESCHKE. – 26–28. *C. (T.) granulisparsus* BATES. – 29–33. *C. (T.) granulisparsus retisculptus* MANDL. – 34. *C. (T.) granulisparsus sarkanduensis* DEUVE. – 35.–37. *C. (T.) boysi* TATUM. – 38. *C. (T.) boysi bhadarwahensis* DEUVE. – 39. *C. (T.) cavifrons* MANDL.

innerhalb der Grenze Nepals mit Tibet, so daß dort auch im Steppengebiet jenseits des Kamms gesammelt werden kann. Von dort brachte MARTENS zwei *Carabus*-Arten mit. Eine *Meganebrius*-Art von diesseits der Grenze, aber südlich des Kamms aus einer Höhe zwischen 2500 und 4200 m, und eine zweite Art, *Pagocarabus wagae*, aus dem Gebiet nördlich, also jenseits des Kamms, aus einer Höhe von nicht unter

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

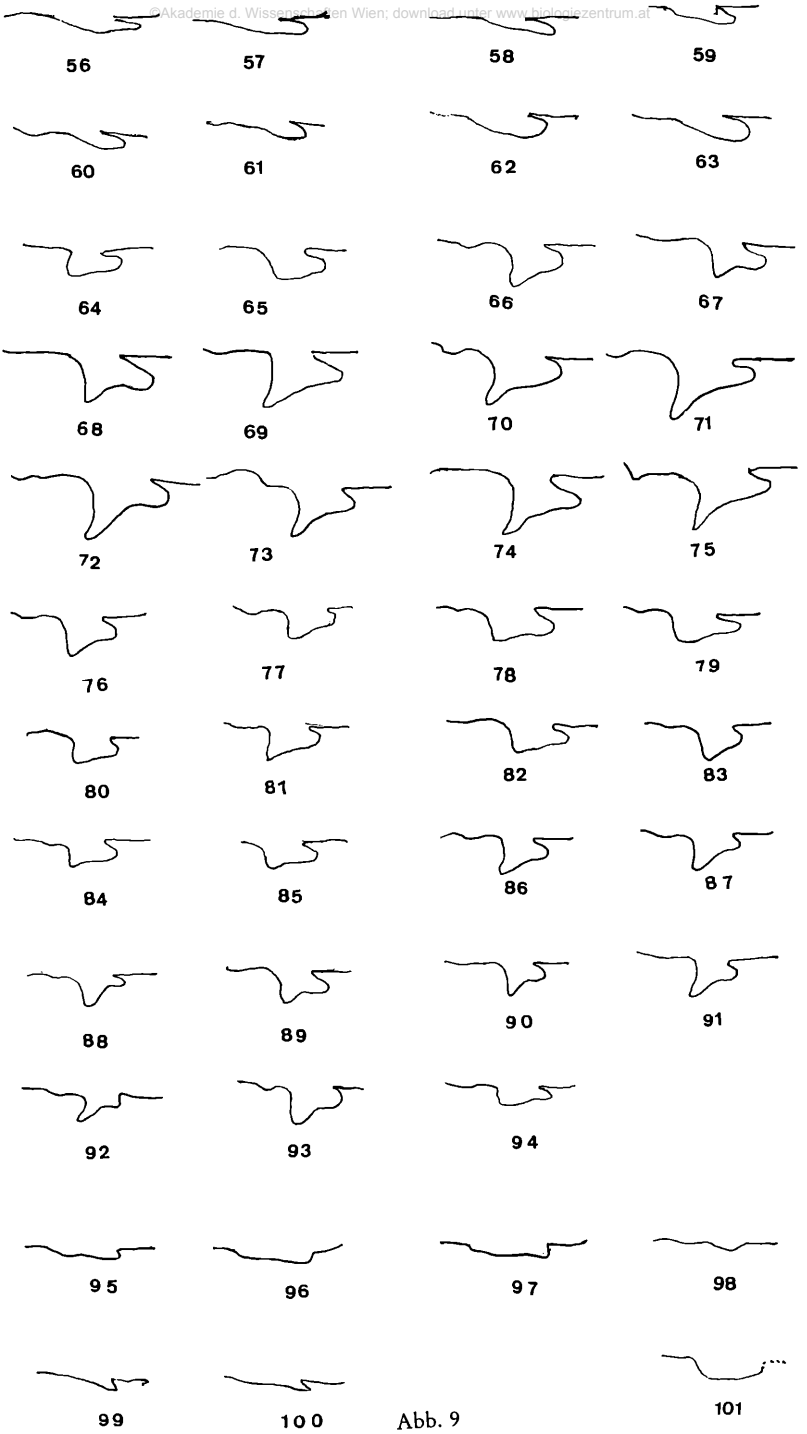

Abb. 9

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

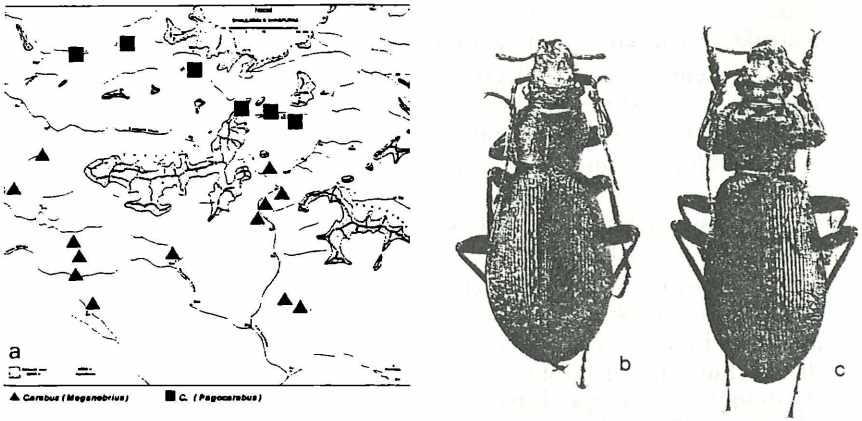

Abb. 10: Verbreitungsbild einer *Meganebrius*- und einer *Pagocarabus*-Form

Aus: MARTENS, J. (1979): Natur und Museum 109 (7), 221–243.

a) Die Fundorte der Arten der beiden *Carabus*-Untergattungen *Meganebrius* und *Pagocarabus* im Dhaulagiri-Annapurna-Gebiet (nach den Aufsammlungen von J. MARTENS).

b) Ein Vertreter der Untergattung *Pagocarabus, C. (P.) wagae* (Dolpo, Aufstieg zum Paß Namu La, 4300–4450 m).

c) Ein Vertreter der Untergattung *Meganebrius, C. (M.) quinlani* (Dhorpatan, 3000 m). – Aufn. b), c): H. LUMPE.

Abb. 9: (Kinnzahnplatte)
56. *Carabus (Megodontus) bonvouloiri.* – 57 u. 58. *Car. (Meg.) caelatus.* – 59. u. 60. *Car. (Meg.) stroganowi.* – 61. *Car. (Meg.) stroganowi tiedemanni.* – 62. *Car. (Meg.) persianus.* – 63. *Car. (Meg.). persianus heinrichi.* – 64. *Car. (Parimaibius) naranensis.* – 65. *Car. (Parimaib.) baronii.* – 66. *Car. (Lithariophorus) caschmirensis.* – 67. *Car. (Lit.) antonrichteri.* – 68. *Car. (Imaibius) barysomus hazarensis.* – 69 u. 70. *Car. (Imaib.) barysomus* s. str. – 71 u. 72. *Car. (Imaib.) barysomus heroicus.* – 73. *Car. (Imaib.) barysomus huegeli.* – 74. *Car. (Imaib.) barysomus solidisculptus.* – Car. 75. *(Imaib.) barysomus solidisculptus* trans *huegeli.* – 76. *Car. (Tropidocarabus) rostianus.* – 77. *Car. (Trop.) stoliczkanus.* – 78. *Car. (Trop.) epipleuralis.* – 79. *Car. (Trop.) dardiellus.* – 80. *Car. (Trop.) granulisparsus.* – 81. *Car. (Trop.) granulisparsus retisculptus.* – 82. *Car. (Trop.) boysi.* – 83. *Car. (Trop.) dardiellus subpunctulus* sensu ROESCHKE, Kishtwar Panjal, Pahalgam. – 84. u. 85. *Car. (Trop.) dard. subpunctulus,* Waniaram. – 86.–88. *Car. (Trop.) dard. subpunct. perobscurus,* Pahalgam (tiefere Lage). – 89. u. 90. *Car. (Trop.) dard. subpunct. perobscurus,* LAHINVAN. – 91. u. 92. *Car. (Trop.) dard. subpunctulus* ssp.? Marganpass. – 93. *Car. (Trop.) dard. subpunct. perobscurus,* Hanzal. – 94. *Car. (Trop.) cavifrons,* Jumla (Nepal). – 95. *Car. (Meganebr.) alanstivelli.* – 96. u. 97. *Car. (Meganeb.) colasianus.* – 98. *Car. (Meganeb.) quinlani.* – 99. u. 100. *Car. (Meg.) wallichi haraldmuelleri.* – 101. *Car. (Imaibius) isabellae.*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

4500 m. Zu diesem Fund bringt MARTENS in seiner Publikation eine sehr instruktive Abbildung, die ich im Faksimile wiedergebe.

Zu dem Subgenus *Pagocarabus* wurde noch eine zweite Form, *sanchari* aus Sikkim beschrieben. Nähere Einzelheiten über Ort und Biotop sind mir nicht bekannt.

Die Untergattung *Pagocarabus* lebt in Tibet und ist mit ungefähr 15 Arten bis weit in die Mongolei und nach Nord-China verbreitet. Sie enthält ausschließlich steppenbewohnende Arten. Im Himalaya ist sie als Fremdling anzusehen.

Beiderseits des Durchbruchs des Arun und auch noch weiter südlich wurde eine *Carabus*-Art erbeutet und von HEINERTZ als *Meganebrius arunensis* beschrieben (1980). Nach seinen Eigenschaften kann er nicht zu diesem Subgenus gehören, sondern weit eher in die Nähe des Subgenus *Apotomopterus* Hope oder *Archaeocarabus* SEMENOW (siehe auch MANDL, 1975). Ich habe die Untergattung dann doch als *Makalubius* 1985 beschrieben.

Die Art lebt im gleichen Biotop wie *Car. (Meganeb.) nepalensis* oder *Car. (Parameganeb.) pseudoharmandi,* nur um ein paar hundert Meter höher. Sie ist als ein bereits heimisch gewordener Fremdkörper im Himalaya zu bezeichnen, sozusagen als integrierte Gastart.

Zusammenfassung

Die Hauptmasse der heute im himalayanischen Raum (einschließlich des Hindukusch) siedelnden *Carabus*-Arten gehört einer Gruppe an, die sich durch eine auffällige Eigenschaft, den Besitz einer nach unten abstehenden Kinnzahnplatte auszeichnet. Damit verrät sie die Abstammung von einer die gleiche Eigenschaft besitzenden Urform einer *Megodontus*population, deren Abkömmlinge heute im nordostiranischen Raum leben. Weitere Formen, die heute im Hindukusch und im anschließenden Himalaya leben, können ebenfalls nur Abkömmlinge der gleichen Urform sein, da sie dieselbe Eigenschaft der abstehenden Kinnzahnplatte besitzen. Unter stetiger Evolution sich südostwärts ausbreitend, erreichten sie West-Nepal, wo die östlichste Art dieser Gruppe, die Imaibii s. l., heute lebt.

Nur wenige Dutzend Kilometer weiter östlich entstand eine neue Gruppe, die nur aus den Imaibii entstanden sein kann, da dort keine anderen *Carabus*-Formen vorkommen. Überdies zeigt eine Kinnleiste, die nur eine reduzierte Platte sein kann, daß diese neue Gruppe, die Meganebrii s. l., durch Evolution aus ersterer entstanden ist. Vermutlich war ein anscheinend wesentlich feuchteres und kühleres Klima die auslösende Ursache der Evolution. Unter Bildung zahlreicher Arten dehnten die Meganebrii ihren Lebensraum bis West-Sikkim aus, wo die östlichste *Meganebrius*-Art, *indicus* Fairmaire (übrigens die Typusart) entdeckt wurde. Im östlichen Sikkim, in Bhutan und im Himalaya Assams wurden trotz anscheinend gleicher Biotope noch keine *Carabus*-Arten

gefunden, was darauf schließen läßt, daß die Zeit hiezu nicht gereicht haben dürfte. Die Meganebrii scheinen erst im Pliozän entstanden sein.

Im Khumbu Himal hat sich eine weitere Gruppe, die Parameganebrii, durch Evolution aus den Meganebrii entwickelt. Die Instabilität in den Eigenschaften ihrer Formen läßt auf ein extrem junges Alter schließen. Man darf annehmen, daß ihre Arten erst im Pleistozän entstanden sind.

Außer den Arten der Imaibii und der Meganebrii kommen nur wenige *Carabus*-Arten anderer Subgenera im Gebiet des Himalaya vor, und diese fast ausschließlich jenseits, also nördlich des Hauptkamms. Das deutet auf Herkunft aus dem tibetischen Raum, was auch tatsächlich bei allen Arten der Fall ist. Bisher sind acht Arten festgestellt worden, von denen über die Hälfte Steppenbewohner sind. Nur der Rest konnte sich akklimatisieren und lebt heute in den obersten Waldregionen. Sie sind als Eindringlinge und heute noch als Fremdlinge im himalayanischen Raum zu betrachten.

In einem Satz zusammengefaßt, kann also folgender Schluß gezogen werden: Eine einzige Marginalpopulation einer *Megodontus*-Urart hat unter fortwährender evolutiver Auffächerung Hindukusch und Himalaya in einer Gesamtlänge von ungefähr 2200 km besiedelt. Das Ergebnis ist eine Artenfülle, die an die hundert grenzt.

Abschließend möchte ich nicht versäumen, allen Institutionen beziehungsweise den für die Entlehnung von Sammlungsmaterial und Literatur Verantwortlichen sowie auch den Bevollmächtigten für die Erlaubnis der Verwendung von Abbildungen und Textstellen in Periodikas für meine Publikation meinen herzlichsten **Dank** zu sagen. Namentlich führe ich an: Herrn Hofrat Doz. Dr. M. FISCHER, Direktor der Entomologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien, und Herrn Dr. H. SCHÖNMANN, provisorisch beauftragt mit der Leitung der Koleopterologischen Sammlung dieses Museums; Herrn BEN BRUGGE vom Taxonomischen Institut des Zoologischen Museums der Universität Amsterdam; Herrn Prof. Dr. W. ZIEGLER, Direktor des Forschungsinstituts Senckenberg und Schriftleiter der Zeitschrift Natur und Museum, Frankfurt am Main. Frau Dr. ERIKA ESCHWEL, Abteilung Lizenzen der Zeitschrift Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg, und Herrn Prof. Dr. R. OBERHAUSER, Vorsitzender und Schriftleiter der Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft. Auch allen hier nicht namentlich Genannten, die mir mit Material und Literatur Hilfe für die Abfassung meiner Studie leisteten, möchte ich an dieser Stelle nochmals herzlich danken.

Schlußwort

Nach Durchsicht meiner Studie hat mir mein Sohn, Prof. Dr. LOTHAR MANDL, ein anerkannter Autor von Biologie-Lehrbüchern für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

höhere Schulen, allgemeingültige Folgerungen aus den gewonnenen Erkenntnissen dieses extrem engen Spezialgebietes der Zoologie zur Verfügung gestellt. Ich möchte nicht verabsäumen, sie als Schlußwort zu meiner Zusammenfassung den wissenschaftlich arbeitenden Entomologen weiterzugeben, um einen Anstoß zur Beachtung und Anwendung moderner Betrachtungsweisen in der beschreibenden Entomologie zu geben, zum Nutzen dieser und zur Verbesserung des Ansehens dieses Fachgebiets bei den Zoologen. Der Titel dieser Studie stammt übrigens auch von ihm.

„In dieser Arbeit wird gezeigt, wie gewisse morphologische Merkmale sich koevolutiv verändern, weil sie in ihren Funktionen aufeinander abgestimmt sind. Es handelt sich dabei um populationsgenetische Prozesse, die sich über Jahrtausende erstreckt haben und Entwicklungsschritte kennzeichnen, die Marginalpopulationen auf ihren Ausbreitungsweg mitgenommen haben.

Es darf darauf hingewiesen werden, daß die dargestellten Erkenntnisse keineswegs auf die Carabini beschränkt sind, sondern Allgemeingültigkeit haben: Nur jene morphologischen Merkmale sollten zur Grundlage taxionomischer Betrachtungen herangezogen werden, die nachweislich richtungsgebundene Bedeutung für den Genfluß im Verlauf der Entwicklungsgeschichte einer bestimmten Population erlangt haben. Je dichter das Netz der verwendeten Daten ist, die aus vergleichender Morphologie, Populationsgenetik, Verbreitung in heutiger und erdgeschichtlicher Sicht (unter Einbeziehung der Plattendrift und anderer geomorphologischer und paläoklimatologischer Aspekte) herangezogen werden, desto eher kommt das gewonnene Bild dem natürlichen (und nicht einem nach künstlichen Kriterien aufgestellten) System der Organismen nahe."

Literatur

BATES, H. W. (1889): New species of Carabidae. Proceedings of the Zoological Society of London 1889, 211.

BREUNING, St. v. (1932–1936): Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. 104.–110. Heft. Monographie der Gattung *Carabus* L. E. Reitter, Troppau.

DARNAUD, J., LECUMBERRY, M., und BLANC, R. (1979): Coléoptères Carabidae. *Megodontus purpurascens* Fabricius 1987. Iconographie Entomologique, Coléoptères, planche 8.

DEUVE, T. (1985): Liste descriptive des Carabes du Sous-genre *Imaibius* BATES. Miscellanea Entomologica 50, 109–129.

FUCHS, G. (1981): Outline of the Geology of the Himalaya (mit einer Faltkarte). Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft 74/75, 1981/82, 101–127 (erschienen 1981).

HEINERTZ, R. (1977): Eine neue *Carabus*-Art der Subgattung *Imaibius* BATES aus Pakistan. Entomologica Basiliensia 2, 423–426.

HEINERTZ, R. (1979): Eine neue *Carabus*-Art der Untergattung *Trachycarabus* Géh. aus Pakistan. Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel N. F. 29, 50–53.

HEINERTZ, R. (1980): Beschreibung einer neuen *Carabus-(Meganebrius-)*Art sowie Bemerkungen zu einigen bekannten Arten aus Ost-Nepal. Entomologica Basiliensia 5, 162–165.

HEINZ, W. (1983): Synopsis der *Carabus*-Arten Pakistans und der westlichen indischen Teile des Himalayas. Entomologica Basiliensia 8, 88–107.

KENYERY, R. (1977): Eine neue *Carabus*-Art des Subgenus *Imaibius* aus Kaschmir. Koleopterologische Rundschau 53, 145–149.

KRYSHANOWSKY, O. L. (1953): Die Laufkäfer der Gattung *Carabus* in Mittel-Asien. Bestimmungstabellen der Fauna der UdSSR. 132 S. Akademie der Wissenschaften, Leningrad (Russisch).

LASSALLE, B. (1985): Trois nouveaux *Imaibius* et *Meganebrius* du Nepal central. Nouv. Revue Entomologique (N. S.) 2 (1), 79–84.

LAPOUGE, G. de. (1929): Carabidae: Carabinae. In Genera Insectorum (P. WYTSMAN) fasc. 192. Coleoptera-Adephaga, 586–587.

LEDOUX, G. (1977): Description de trois espèces nouvelles de *Carabus* d'Afghanistan. Nouvelle Revue d'Entomologie VII (3), 267–272.

LEDOUX, G. (1980): Quatre nouveaux *Imaibius* du Cachemire Indien. Nouv. Revue Entomologique 10, 235–243.

MANDL, K. (1975): Neue *Carabus*-Arten aus China. Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey 26, 278–291.

MANDL, K. (1982): Synopsis der Subgenera *Meganebrius* KRAATZ und *Parameganebrius* MANDL des Genus *Carabus* LINNÉ. Entomologica Basiliensia 7, 156–213.

MANDL, K. (1985): Fragmenta Carabologica 5. Ein neues Subgenus der Gattung *Carabus* L.: *Makalubius*. Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen 36 (3/4), 116–118.

MANDL, K. (1985): Fragmenta Carabologica 7. Wiederherstellung und Revision des Subgenus *Tropidocarabus* KRAATZ des Genus *Carabus* L. und Bemerkungen zu einigen Taxa des Subgenus *Imaibius* BATES s. l. Entomologica Basiliensis 10, 88–122.

MANDL, K. (1985): Fragmenta Carabologica 8. Evolution und Ausbreitung zweier *Carabus*-Subgenera: *Meganebrius* KRAATZ und *Imaibius* BATES s. str. mit einer Revision des letzteren. I. Einleitung und Allgemeiner Teil. Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft der Österreichischen Entomologen 37 (1/2), 55–63.

MANDL, K. (1985): Fragmenta Carabologica 9. Die auf der Balkan-Halbinsel heimischen Formen des *Carabus violaceus* L., ihre phylogenetische Entwicklung und geographische Ausbreitung. 1. Teil. Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel 35 (3), 96–120, und 2. Teil, ibidem 35 (4), 123–148.

MANDL, K. (1986): Fragmenta Carabologica 8. Evolution und Ausbreitung zweier *Carabus*-Subgenera: *Meganebrius* KRAATZ und *Imaibius* BATES s. str. mit einer Revision der letzteren. II. Teil. Ibid. 37 (1985), 1986 (3/4), 99–110.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

MARTENS, J. (1979): Die Fauna des Nepal-Himalaya. Entstehung und Erforschung. Natur und Museum 109 (7), 221–243.

RÖGL, F., und STEININGER, F. F. (1983): Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Annalen des Naturhistorischen Museums Wien 85/A, 135–163.

THENIUS, E. (1981): Das „Gondwana-Land" Eduard Sueß' 1885. Der Gondwanakontinent in erd- und biowissenschaftlicher Sicht. Mit 11 Abb. Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft 74/75, 1981/82, 53–81.

TOKSÖZ, M. N. (1983): Die Subduktion der Lithosphäre. In: Ozeane und Kontinente. Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg.

WILSON, J. T. (1983): Kontinentaldrift. In Ozeane und Kontinente. Spektrum der Wissenschaft. Heidelberg.

Anschrift des Verfassers: Dr. KARL MANDL, Weißgerberlände 26/13, A-1030 Wien, Österreich.